Ueber das Wachstum der Wurzeln von Zea Mays in Organkultur und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Universität Basel

von

Werner Würgler

aus Zürich

Bern / Buchdruckerei Büchler & Co. / 1942

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Professoren
Dr. M. Geiger-Huber und Dr. G. Senn.

Basel, den 29. April 1941.

Der Dekan: Prof. Dr. W. Kuhn.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Separatabdruck aus: „Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft"
1942, Band 52
(Als Sonderdruck ausgegeben am 6. Mai 1942)

Ueber das Wachstum der Wurzeln von Zea Mays in Organkultur und seine Beeinflussung durch Wirkstoffe.

Von *Werner Würgler*, Basel.

(Aus der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel.)

Eingegangen am 29. April 1941.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 239
Methode 240
Allgemeine Untersuchungen über das Wachstum der Wurzeln 241
a) Individuelle Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit 241
b) Die Bedeutung des Zuckers als Kohlenstoffquelle 243
c) Der Wuchsstoffgehalt isolierter Wurzeln 246
Einfluss verschiedener chemisch definierter Wachstumsfaktoren
a) α-Naphthylessigsäure 248
b) cis-Zimtsäure 251
c) β-Indolylpropionsäure 252
d) Phenylessigsäure 254
e) Aneurin 256
Theoretische Betrachtungen 259
Andere das Wachstum beeinflussende Faktoren
a) Die Bedeutung der Länge der intakten Wurzel am Korn 260
b) Die Bedeutung des Alters der Keimwurzel 264
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 267
Zitierte Literatur 268

Einleitung.

Die Methode der pflanzlichen Organkultur hat sich in den letzten Jahren als ein wichtiges Hilfsmittel zur Erforschung des Stoffwechsels höherer Pflanzen erwiesen. Besondere Bedeutung hat sie bekommen für das Studium der Beziehungen zwischen Wirkstoffen und dem Wachstum einzelner Pflanzenteile, da sie erlaubt, die Einwirkung von Hormonen, Vitaminen usw. auch *quantitativ* zu verfolgen (siehe z. B. Virtanen und v. Hausen 1933, Kögl und Haagen-Smit 1936, Geiger-Huber und Burlet 1936, Bonner und Addicott 1937, Burlet 1940).

Nachdem Fiedler (1936), Amlong (1936), Geiger-Huber und Burlet (1936) in ihren Untersuchungen den fördernden Einfluss des Heteroauxins auf das Wurzelwachstum festgestellt hatten, war es

von Interesse, auch die Einwirkung anderer Wuchsstoffe auf das Wachstum von Wurzeln in Organkultur zu prüfen. In der vorliegenden Untersuchung wurde daher der Einfluss verschiedener synthetischer Wuchsstoffe auf das Wachstum isolierter Wurzeln studiert und auch weitern Faktoren Aufmerksamkeit geschenkt, die eine wesentliche Rolle bei der Regulierung des Wurzelwachstums spielen.

Methode.

Für die vorliegenden Untersuchungen wurde im allgemeinen die im hiesigen Institut ausgearbeitete Methode übernommen, auf deren Beschreibung daher verwiesen sei (Geiger-Huber und Burlet 1936, Burlet 1940). Als Versuchspflanze wurde ebenfalls *Zea Mays* « *Gelber Rheintaler* » verwendet. Für bestimmte Versuche wurden besonders lange Wurzeln benötigt; diese wurden in hohen Bechergläsern aus Jenaer Glas (500 cc, Höhe 14 cm, ∅ 7,5 cm) aufgezogen. Die Bechergläser waren mit Filtrierpapier ausgekleidet und enthielten Drahtringe mit Netzen aus Garn, das vorher in heissem Wasser mehrmals ausgekocht worden war. Die Gläser wurden mit je 30—40 cc Wasser gefüllt, mit einer passenden Kristallisierschale bedeckt und an drei aufeinanderfolgenden Tagen im Dampftopf sterilisiert. Die Körner wurden in gewohnter Weise gereinigt, abgeflammt, mit Brom sterilisiert und in der von Burlet (1940) beschriebenen Quellungsapparatur vorgequollen. Dann wurden die Körner zur Keimung im Impfkasten auf die Netze der sterilisierten Gläser gebracht. Bei sorgfältigem Arbeiten wurden so ebenfalls keimfreie Maispflanzen mit langen, geraden Wurzeln erhalten. Die Keimprozente waren jedoch nicht so hoch wie in den Dosen mit Agar.

Die Keimung auf Agar, z. B. auf dem Boden des umgestülpten Becherglases, war nicht geeignet. Der Agar wurde nach einiger Zeit rissig, löste sich vom Glas und fiel mit den Keimpflanzen herunter, bevor die Wurzeln die gewünschte Länge erreicht hatten.

Zur Reinigung der Kulturgefässe wurde bisher immer Dichromat-Schwefelsäure verwendet. Durch die Reduktion der Chromsäure entstehen Chrom-3-Salze, die ausserordentlich fest an der Glasoberfläche haften und einen schädigenden Einfluss auf die zu kultivierenden Objekte haben können. Nach E. P. Laug (1934) kann dieser Film durch mehrmaliges Auswaschen mit kochendem Wasser entfernt werden; Burlet (1936, 1940) zerstörte ihn durch strömenden Dampf. Schöbel (1935) empfahl zur Reinigung von Gefässen für biologische Versuche Salpeter-Schwefelsäure, weil diese Mischung nur leichtlösliche Oxydationsprodukte gibt. Für die vorliegenden Untersuchungen wurde daher ein Gemisch von 50 cc gesättigter $NaNO_3$-Lösung mit 3 l H_2SO_4 conc. verwendet. Vor Gebrauch wurde diese Putzsäure auf 60—70° C er-

wärmt. Kontrollversuche haben ergeben, dass das Wachstum in Gefässen, die mit Dichromat-Schwefelsäure gereinigt worden waren, allgemein schlecht war. Wurden sie aber ausgedämpft, so war das Wachstum gleich gut wie in Gefässen, die mit Salpeter-Schwefelsäure gereinigt worden waren.

Die Kultur der Wurzeln und die Versuche wurden meistens in liegenden (aufgebogenen) Reagenzgläsern (18 × 180 mm) mit 10 cc Nährlösung durchgeführt. Als solche diente stets die von Robbins (1922) modifizierte Pfeffer-Nährlösung (vgl. Geiger-Huber und Burlet 1936): $Ca(NO_3)_2$ 2 g, KH_2PO_4 0,5 g, KNO_3 0,5 g, KCl 0,25 g, $MgSO_4$ 0,5 g, $FeCl_3$ 0,005 g, Aqua dest. 6000 cc, unter Zusatz einer Kohlenstoffquelle. Die mit dieser Lösung beschickten Kulturgefässe wurden im Dampftopf dreimal sterilisiert, bevor die Wurzelstücke zugesetzt wurden. Die Anfangsreaktion war dann pH 4,7—4,9.

Die Kultur erfolgte in einer Dunkelkammer; nur während des Messens der Wurzeln wurde ein schwaches Licht angezündet. Als wichtig erwies sich die Temperatur. Unterhalb 18° C nimmt sowohl die Keimungsgeschwindigkeit der Maiskörner als auch das Wachstum der Wurzeln in Organkultur rasch ab. Bei 14° C z. B. zeigt sich fast kein Wachstum mehr. Es wurde deshalb für die Keimung der Körner in den Dosen sowie für die eigentlichen Versuche stets eine Temperatur von 18—20° C eingehalten. Während eines Versuches schwankte die Temperatur nicht mehr als ± 0,5° C. Sie wurde in diesen Grenzen durch einen Thermoregulator konstant gehalten und mit einem Thermographen kontrolliert.

Allgemeine Untersuchungen über das Wachstum der Wurzeln.

a) Individuelle Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit.

Obwohl immer Körner des gleichen Kolbens und von gleicher Grösse (mittleres Gewicht 0,3 g) zur Verwendung gelangten, zeigten sich stets Ungleichheiten in der Keimung und in der Wachstumsgeschwindigkeit der Wurzeln. Solche Ungleichheiten zwischen den einzelnen Wurzeln traten auch in der Organkultur auf, selbst wenn die Wurzeln sorgfältig nach einheitlicher Keimung usw. ausgesucht worden waren. Abbildung 1 zeigt einige Beispiele solcher individueller Schwankungen; ihre Ursachen sind grösstenteils noch unbekannt. Als wichtig haben sich nach unserer Erfahrung folgende Punkte herausgestellt: Die Keimpflanzen müssen zur gleichen Zeit zur Keimung angesetzt worden sein und gleichzeitig keimen. Die Gesamtlänge der Wurzeln am Korn muss bei allen für einen Versuch verwendeten Pflanzen zu Beginn gleich sein. Die abgetrennten Wurzelstücke müssen länger sein als die Wachstumszone. Die Länge des abgetrennten Wurzelteils hat dann innerhalb gewisser Grenzen (15—35 mm) keinen Einfluss auf die Grösse und den

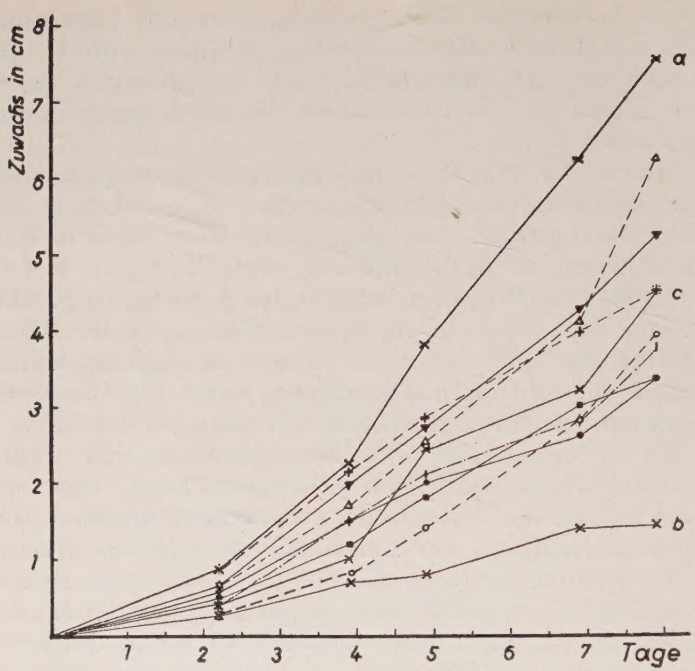

Abbildung 1.
Schwankungen im Zuwachs einzelner Maiswurzeln.
Gleiche Aufzucht, Länge der Keimwurzeln vor dem Abtrennen ihrer Spitze 6 cm. Kultur in Nährlösung + 1 % Glucose, Temperatur 20° C.

Charakter des Zuwachses; trotzdem wurde bei allen Versuchen auf eine möglichst gleiche Ausgangslänge geachtet.

Durch Ausschalten aller extreme Abweichungen zeigenden Wurzeln *vor* dem eigentlichen Versuch konnten recht genaue Mittelwerte erhalten werden. Für jede Serie eines Versuches wurden meist 8 bis 10 Wurzeln verwendet; wurde aber ohne Kohlehydrat in der Nährlösung gearbeitet, so benötigte man mindestens 20 Wurzeln pro Serie, um bei dem geringen Zuwachs eine genügende Genauigkeit zu erhalten.

In Abbildung 1 ist das Wachstum von 10 Wurzeln gleicher Aufzucht dargestellt. Der Versuch umfasste jedoch 25 Wurzeln, deren Wachstumskurven alle zwischen die abgebildeten Extremwerte (a, b) fallen. Es wurden nur die Extremwerte a, b und 8 weitere Kurven dargestellt, um die Abbildung nicht zu überladen, dagegen sei hier der Zuwachs für den 4. Tag : 5, 7, 11, 12, 15, 15, 6, 7, 15, 18, 27, 30, 10, 15, 17, 19, 21, 23, 24, 10, 12, 15, 17, 18, 27, resp. für den 8. Tag : 17, 18, 37, 44, 26, 36, 17, 14, 33, 38, 43, 75, 39, 33, 33, 44, 62, 45, 52, 21, 31, 51, 45,

36, 55 in mm für alle verwendeten Wurzeln in gleicher Reihenfolge angegeben.

b) Die Bedeutung des Zuckers als Kohlenstoffquelle.

E. Burlet (1940) hat den Einfluss verschiedener Konzentrationen von Glucose auf das Längenwachstum der Wurzeln untersucht; er gibt an, dass auch in *zuckerfreien Lösungen* eine Zeitlang geringes Wachstum auftritt. Um dieses Wachstum eingehender zu untersuchen, wurden Wurzeln in Leitungswasser und in Pfeffer-Robbins-Nährlösung gezogen und mit Kulturen verglichen, die in der Nährlösung auch Glucose enthielten.

Im Brunnenwasser (kalkhaltig, pH 7,2) ist die Längenzunahme der Wurzeln stets gering. Meist nimmt diese geringe Vergrösserung noch bis zum 6. Tage zu (Abbildung 2). In Pfeffer-Robbins-Nährlösung (siehe S. 241) zeigen die Wurzeln etwas stärkeres Wachstum. Der Zuwachs z. B. in sechs Tagen ist dreimal so gross wie in Brunnenwasser; doch hört auch hier das Wachstum sehr bald auf. Die Wurzel zehrt offenbar von ihren eigenen Vorräten an organischen Nährstoffen; sind diese aufgebraucht, so hört das Wachstum auf, da es sich ja um ein heterotrophes Organ handelt, das auf Kohlehydratzufuhr angewiesen ist.

Um das Wachstum in glucosefreier Nährlösung zu steigern, kann man die Wurzeln mit 2 % Glucose vorbehandeln, d. h. man lässt sie zu diesem Zweck eine Zeitlang in der Glucoselösung liegen. Als günstigste Vorbehandlungszeit erwies sich die Zeit von 16 Stunden; längere Behandlung hatte keine weitere Förderung zur Folge. Trotz dieser Vorbehandlung wurden Wurzeln von etwa 20 mm Anfangslänge nie länger als durchschnittlich 35 mm, während Wurzeln, die *beständig* Glucose zur Verfügung hatten, selbst das Zwölffache ihrer Ausgangslänge erreichen konnten und reich verzweigt waren (Tabelle 1).

Tabelle 1.

Zuwachs einer Maiswurzel nach 193 Tagen in Kultur. Anfangslänge 20 mm. Endlänge 208 mm. 391 Seitenwurzeln I.—VI. Ordnung.

Ordnung	I	II	III	IV	V	VI
Anzahl	67	79	113	83	45	4

Man könnte auch versuchen, einen Glucosevorrat in der Wurzel anzulegen, z. B. durch Infiltration von Glucoselösung in die Interzellularen. Es wurden deshalb bei zwei Serien von Wurzeln die Interzellularen mit Pfeffer-Robbins-Nährlösung infiltriert; die eine Nährlösung enthielt 2 % Glucose, die andere war zuckerfrei. Beide Serien zeigten überhaupt kein Wachstum, was wohl auf einer Hemmung des Gasaustausches beruht.

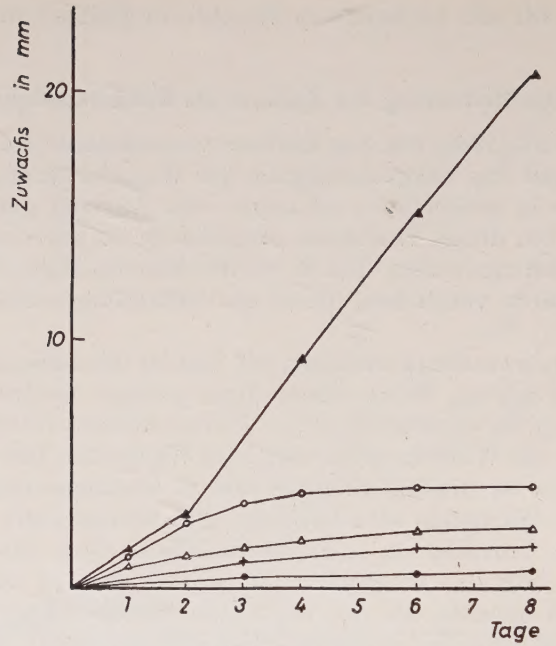

Abbildung 2.
Mittlerer Zuwachs isolierter Maiswurzeln.

- in Brunnenwasser
- in Nährlösung
- in Nährlösung, 16 Stunden vorbehandelt mit 1 % Glucose
- in Nährlösung, 16 Stunden vorbehandelt mit 2 % Glucose
- in Nährlösung + 2 % Glucose.

Je 13 Exemplare; Temperatur 18° C.

Weiter wurde auch untersucht, wie andere Zucker auf das Wachstum der Wurzeln einwirken (Abbildung 3). Aequimolare Lösungen (0,03 mol = 1 % Saccharose) folgender Zucker (reinste Handelspräparate) wurden zugegeben: Glucose, Fructose, Galactose, Saccharose, Maltose, Lactose.

Glucose, Fructose und Saccharose wirken ungefähr gleich günstig auf das Wachstum. Mit Galactose oder Lactose dagegen zeigen die Wurzeln fast keinen Zuwachs. Sie scheinen die Galactose überhaupt nicht verwerten zu können; ferner fehlt ihnen offenbar auch das lactosespaltende Enzym, sonst müssten sie durch die aus Lactose entstehende Glucose gefördert werden. Die stärkste Wirkung zeigt die Maltose, die ja auch bei den Gramineen beim Stärkeabbau während der Keimung entsteht. Ob es sich hier um eine spezifische Wirkung der Maltose handelt, oder ob sich der Einfluss der erhöhten Zuckerkonzen-

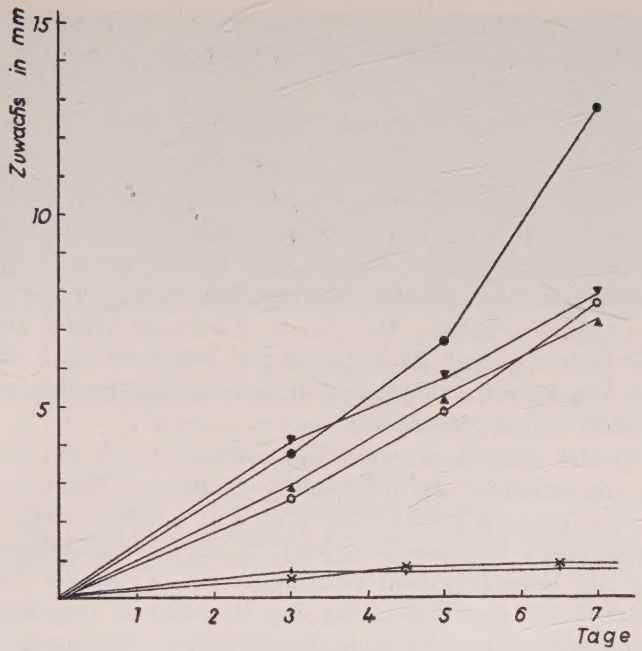

Abbildung 3.
Mittlerer Zuwachs isolierter Maiswurzeln in Nährlösung + 0,03 mol Zucker.

Maltose — Fructose
Saccharose — Glucose
Lactose — Galactose

Je 10—15 Exemplare; Temp. 20° C.

tration, die beim enzymatischen Abbau des Disaccharids entsteht, geltend macht, kann durch diese Versuche nicht entschieden werden.

Es ist möglich, dass die Wurzel sich ähnlich verhält wie der tierische Organismus, der nur Monosaccharide aufnimmt und Poly- resp. Disaccharide zuerst spaltet (E d l b a c h e r 1940, S. 197). Werden Wurzeln nämlich 16 Stunden lang mit Maltose vorbehandelt und nachher *ohne* Kohlehydrat wachsen gelassen, so zeigt sich eine schwächere Förderung, als wenn mit Glucose vorbehandelt worden war. Die Spaltung der Maltose erfolgt offenbar erst nach einiger Zeit. Da die Einwirkungszeit nur kurz gewählt war, konnte die Spaltung nicht in genügendem Masse erfolgen, was als der wahrscheinliche Grund der geringeren Förderung angesehen werden kann. Einige Anhaltspunkte für eine solche Anschauung liegen bei den Versuchen mit Saccharose vor. Werden Wurzeln in Nährlösung mit 1 % Saccharose gezogen und die Nährlösung täglich mit Fehling geprüft, so zeigt sich erst vom 5. Tage an eine mehr oder weniger deutliche Fällung von Cu_2O, die dann von Tag zu Tag stärker

wird. Nach 11 Tagen wird fast die gesamte mögliche Menge an Cu_2O gefällt. Die spaltende Wirkung tritt also erst nach einiger Zeit auf.

c) Wuchsstoffgehalt isolierter Wurzeln.

Boysen-Jensen (1933) gelang es zum erstenmal, Wuchsstoff aus den Wurzeln von *Zea caragua* und *Vicia Faba,* und zwar mit Dextrose-Agar zu extrahieren. Thimann (1934) extrahierte mit Chloroform und schloss aus seinen Resultaten, dass die Wurzeln nicht selbst Wuchsstoff produzieren können, sondern ihn in irgendeiner Form von den obern Organen erhalten. Boysen-Jensen (1936) konnte aber, wenn er die Wurzelspitzen 24 Stunden auf Dextrose-Agar stehen liess, 21mal mehr Wuchsstoff extrahieren. Daraus schloss er, dass die Wurzel den Wuchsstoff selbst produziert.

Es stellt sich nun die Frage : Wie verhält es sich mit dem Wuchsstoffgehalt von *isolierten,* in *Organkultur* gezogenen Wurzeln resp. ihrer Spitzen ? Geiger-Huber und Burlet (1936, S. 245) vermuten aus dem von ihnen festgestellten Verlauf der Wirkungskurve in Anlehnung an die Ueberlegungen von Boysen-Jensen (1936), dass der Wuchsstoff für das Wachstum der Wurzeln in Organkultur notwendig sei. Demnach sollte sich in isolierten, wachsenden Wurzeln Wuchsstoff vorfinden.

Nagao (1937—1938) stellte tatsächlich auch bei verschiedenen in Organkultur auf Agar wachsenden Wurzeln (*Helianthus annuus, Zea Mays* und *Pisum sativum*) eine Wuchsstoffproduktion fest. Guttenberg (1937) und Segelitz (1938) arbeiteten mit isolierten Maiswurzeln auf Agar und fanden Wuchsstoff, sowohl in belichteten, wie auch bei im Dunkeln aufgezogenen Wurzeln. Van Overbeck (1939) fand, dass Erbsenwurzeln in Organkultur in Nährlösung mit Vitamin B_1 bei wöchentlichen Subkulturen nach 34 Wochen noch beträchtliche Mengen Wuchsstoff enthalten und schloss auf die Neuproduktion von Wuchsstoff in der Wurzelspitze während der Organkultur.

Auch unsere in Organkultur gezogenen Wurzeln wurden auf ihren Wuchsstoffgehalt hin untersucht. Als Testobjekt diente die sehr empfindliche Keimpflanze von *Cephalaria* (Söding 1937), die nach der Methode von Boysen-Jensen (1935, S. 15) für *Avena* aufgezogen wurde. Achaenen von *Cephalaria alpina* resp. *tartarica* wurden über Nacht gequollen und dann *einzeln* in zylindrischen Präparatengläschen (∅ 20 mm) mit sandiger Erde gesetzt. Die Erde hatte einen solchen Feuchtigkeitsgehalt, dass sich ein späteres Nachgiessen erübrigte. Etwa 20 solcher Präparatengläschen wurden zusammen in eine grössere Kristallisierschale gestellt und unter einer Glasglocke in feuchter Luft gehalten; die Testpflanzen kamen in einer Dunkelkammer bei 18° C zur Keimung. Nach etwa 10—14 Tagen waren die Keimlinge etwa 3 cm

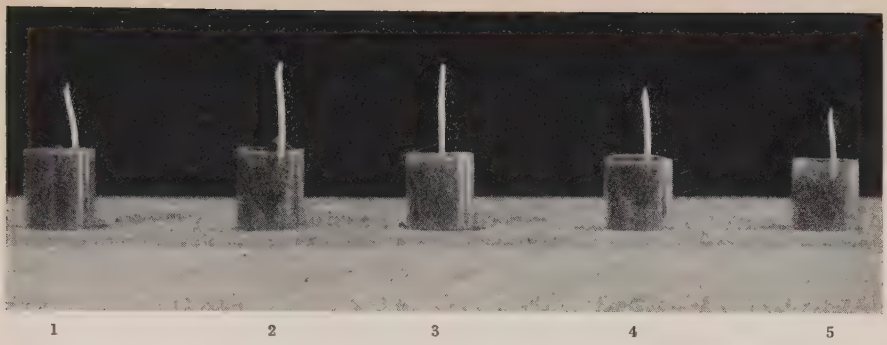

Abbildung 4.
Wuchsstoffnachweis in Maiswurzelspitzen mit Cephalariatest.
Wurzeln 20 Tage in Organkultur.
1 und 2 Cephalaria tartarica
3 Kontrollpflanze
4 und 5 Cephalaria alpina.
Bei 1 und 5 Wurzelspitzen seit 2½ Stunden aufgesetzt.
Bei 2 und 4 Wurzelspitzen seit 1½ Stunden aufgesetzt.
Temperatur 18° C.

hoch und verwendbar. Die Gläschen mit gerade gewachsenen Keimlingen wurden herausgenommen und in Gruppen zu 5—10 in die Vertiefungen eines Holzblockes gestellt (s. Abbildung 4). Jedes Gläschen wurde mit einem kleinen, umgestülpten Becherglas bedeckt, das auf dem Holzblock ruhte und als feuchte Kammer diente. Durch eine geeignete Vorrichtung wurde dafür gesorgt, dass stets neue Feuchtigkeit nachgesogen werden konnte. Die Keimlinge wurden dann unter dem Ansatz der Kotyledonen mit horizontalem Schnitt dekapitiert und die zu untersuchenden Wurzelspitzen aus der Organkultur einseitig aufgesetzt. Alle Manipulationen wurden stets bei dunkelrotem Licht ausgeführt.

Nach etwa 1 ½ Stunden begannen sich Krümmungen zu zeigen, die sich mit der Zeit noch etwas verstärkten. In einem Versuch vom 7. März 1938, der in Abbildung 4 dargestellt ist, wurden z. B. Spitzen von Maiswurzeln verwendet, die 20 Tage in Organkultur mit Pfeffer-Robbins-Nährlösung mit 1 % Glucose gezogen worden waren. Die Wurzeln wurden herausgenommen, mit destilliertem Wasser abgespült, die Spitze auf ca. 1,5 mm abgeschnitten und diese direkt mit der Schnittfläche auf die Testpflanzen gebracht. Nach etwa 1 ½ Stunden waren deutliche Krümmungen zu erkennen, die sich im Verlaufe einer weitern Stunde noch verstärkten und z. B. für *Cephalaria tartarica* zuerst ca. 8°, dann etwa 17° betrugen.

Daraus geht offenbar hervor, dass die Wurzel auch nach längerer Organkultur (nur mit Nährsalzen und Glucose, aber ohne Wirkstoffe

wie Vitamin B_1, Hefeautolysat usw.) doch nachweisbare Mengen Wuchsstoff enthält oder eventuell sogar bildet.

Im Gegensatz zu allen diesen Befunden steht die Behauptung Fiedlers (1936, S. 420 ff.), die Wurzel produziere in Organkultur keinen Wuchsstoff und benötige ihn auch nicht für ihr Wachstum. Fiedler konnte in isolierten Maiswurzeln schon nach zwei Tagen Kultur in Nährlösung *keinen* Wuchsstoff mehr nachweisen. Als Testmethode verwendete er ausschliesslich den Avena-Test. Nun kann aber beim Versuch des Nachweises nur aus einem *positiven* Resultat ein gültiger Schluss gezogen werden, ein negatives Ergebnis ist nicht zwingend; wird doch dabei nur festgestellt, dass das betreffende, auf Wuchsstoff untersuchte Organ offenbar eine *geringere* Menge Wuchsstoff enthält oder abgibt, als der *Empfindlichkeit* der angewandten Testmethode entspricht. Da die Wurzel gegenüber Wuchsstoff *erheblich empfindlicher ist als Spross und Koleoptile,* so können sich sehr wohl in den untersuchten Wurzeln Wuchsstoffmengen vorfinden, die für das Wachstum der Wurzeln *Bedeutung* haben, aber mit den angewandten biologischen Testmethoden (Sprosse, Koleoptilen !) *nicht immer erfasst werden können.*

Einfluss verschiedener chemisch definierter Wachstumsfaktoren.

Im Anschluss an die Untersuchungen über den Einfluss der β-Indolylessigsäure auf das Längenwachstum der Maiswurzeln (Geiger-Huber 1936, Geiger-Huber und Burlet 1936), war es von Interesse, auch andere Wuchsstoffe in ihrer Wirkung auf das Längenwachstum solcher Wurzeln in Organkultur zu untersuchen. Eine grössere Anzahl Stoffe ist bereits gefunden worden, die bei gewissen Wachstumsreaktionen ähnliche Wirkungen wie das Heteroauxin zeigen. Haagen-Smit und Went (1935) haben ja auch auf Grund ihrer vergleichenden Untersuchungen mit vielen Substanzen beim *Avena*-Test (Krümmungs- und Zylindertest) und *Pisum*-Test einige Bedingungen aufgestellt, die ein Stoff erfüllen muss, um als Wuchsstoff wirken zu können.

a) α-Naphthylessigsäure.

Aus mehreren Arbeiten über Fruchtbildung (Gardner 1936 u. a.), Epinastie der Blätter (Zimmerman und Wilcoxon 1935) und über die Wurzelbildung an Stecklingen am hiesigen Institut (Geiger-Huber 1938) geht hervor, dass α-Naphthylessigsäure eine starke, dem Heteroauxin ähnliche Wirkung zeigt. Es sollte deshalb untersucht werden, wie dieser Stoff auf das Längenwachstum der Wurzeln von *Zea Mays* einwirkt. Zu den Versuchen wurde ein kristallisiertes Präparat der Firma Hoffmann-La Roche in Basel verwendet. Als Stammlösung, von der für die meisten Versuche ausgegangen wurde, diente

eine 10^{-3} molare Lösung mit destilliertem Wasser (Mol-Gew. der α-Naphthylessigsäure 186). Von dieser Stammlösung wurden vor Gebrauch Verdünnungen mit destilliertem Wasser hergestellt, die im Dampftopf sterilisiert und mit sterilisierten Messpipetten zu den Kulturen gegeben wurden.

Der Zusatz erfolgte entweder zu Beginn des Versuches, wobei die Wirkung mit einer Kontrollserie ohne Wuchsstoff verglichen wurde, oder nach 3—4 Tagen während des gleichmässigen Wachstums, wobei der Zuwachs *nach* der Zugabe des Wuchsstoffes mit dem Zuwachs *vor* der Zugabe an denselben Wurzeln verglichen wurde, nach dem von Geiger-Huber und Burlet (1936) beschriebenen Verfahren.

Bei hohen Konzentrationen (10^{-4}—10^{-6} molar) zeigte sich eine starke Hemmung des Wurzelwachstums, die mit sinkender Konzentration abnahm. Aus diesem Ergebnis wurde geschlossen, dass die Wirkung der α-Naphthylessigsäure auf das Längenwachstum der Wurzeln wohl ähnlich ausfallen könne, wie diejenige des Heteroauxins. Es wurde deshalb ein Konzentrationsbereich von 10^{-4} bis 10^{-13} molar untersucht; dabei ergibt sich eine Optimumkurve der Wirkung, wie sie in Abbildung 5 dargestellt ist. Das Optimum befindet sich bei 10^{-10} molar; bei dieser Konzentration ist eine deutliche Förderung festzustellen. Starke Konzentrationen (bis 10^{-5} mol) *hemmen* das Wachstum, ohne es aber ganz aufzuheben. Sehr starke Konzentrationen (10^{-4} mol) scheinen das Längenwachstum der Wurzel nicht nur zu hemmen, sondern *schädigen* wahrscheinlich den Organismus. Werden nämlich Wurzeln 24 Stunden in eine Nährlösung mit 2 % Glucose und 10^{-4} mol α-Naphthylessigsäure gebracht, nachher ausgewaschen und in wuchsstofffreie Nährlösung überführt, so zeigen sie fast kein Wachstum mehr, auch nicht nach Erneuern der Nährlösung und bei Glucosezugabe; die Hemmung ist bleibend, und die Wurzeln sterben nach einiger Zeit ab.

Vergleichen wir die *Lage des Optimums* bei der Wirkungskurve der α-Naphthylessigsäure (Abbildung 5) mit derjenigen von β-Indolylessigsäure für Maiswurzeln (Geiger-Huber und Burlet 1936, S. 242 und diese Arbeit Abbildung 11), so erkennt man, dass das Optimum beim erstgenannten Wuchsstoff nach einer etwas höhern Konzentration verschoben ist. Im Hinblick auf eine allfällige Auswertung solcher Differenzen muss darauf hingewiesen werden, dass nach unsern Erfahrungen ähnlich grosse Differenzen in der Lage des Optimums selbst zwischen einzelnen Versuchen mit dem *gleichen* Wuchsstoff auftreten können und daher im allgemeinen wohl nicht als signifikant aufgefasst werden dürfen. Was die *Grösse der Wirkung* anbetrifft (Förderung resp. Hemmung), so hängt sie unter anderm auch von der Versuchsdauer ab und kann daher nicht ohne weiteres als Charakteristikum verwendet werden. Diese Werte dürfen nämlich nicht als absolut betrachtet werden, wie schon aus den Erwägungen von Geiger-Huber und Burlet

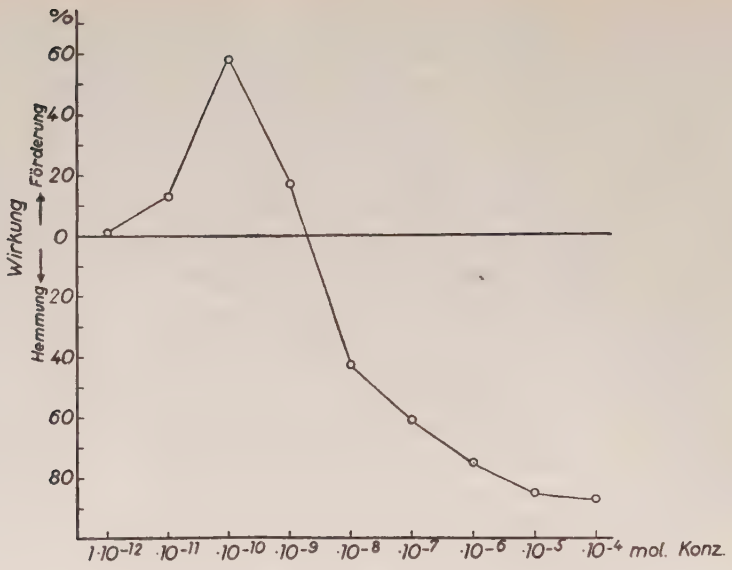

Abbildung 5.
Einfluss der α-Naphthylessigsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln.

Organkultur: Nährlösung + 1 % Glucose; Temp. 18° C, pro Konz. 15 Wurzeln. — Versuchsdauer 6 Tage, Zugabe des Wuchsstoffes am Ende des 3. Tages; Vergleich des Zuwachses vor und nach der Zugabe.

(1936, S. 245) hervorgeht, die darauf hinweisen, dass die Wurzeln möglicherweise selbst Wuchsstoff bilden und dass es sich bei solchen Versuchen daher um eine *zusätzliche* Wuchsstoffgabe handeln könnte. Heute wissen wir, dass diese Wurzeln in Kultur *nicht* wuchsstofffrei sind (s. S. 247). Schwankt aber der Gehalt an eigenem Wuchsstoff und damit die Empfindlichkeit der Wurzeln von Versuch zu Versuch, so wird eben auch die Wirkung zusätzlichen Wuchsstoffes, wenigstens bei sehr niederen Konzentrationen, etwas verschieden ausfallen.

In weitern Versuchen wurde der Einfluss der Zeit auf die Wirkung verschiedener Konzentrationen untersucht. Die α-Naphthylessigsäure wurde zu Beginn des Versuches zu Wurzeln in mineralischer Nährlösung *ohne* Kohlehydrat zugegeben (Tabelle 2 und Abbildung 6). Ein Vergleich der Werte nach 1, 2, 4 und 6 Tagen zeigt deutlich, dass die Wirkung der einzelnen Wuchsstoffkonzentrationen während einer Zeit von 6 Tagen im wesentlichen dieselbe bleibt und nur bei den stärkeren Konzentrationen etwas abnimmt (Tabelle 2). Es fällt zudem auf, dass bei *Abwesenheit* von Glucose die sonst beobachtete Förderung des Wachstums bei niedern Konzentrationen (10^{-10} mol) *ausbleibt*. Diese Beobachtung wurde auch bei Verwendung anderer Wuchsstoffe ge-

Tabelle 2.

Zuwachs von je 20 Maiswurzeln, einzeln in Reagenzgläsern mit 10 cc Pfeffer-Robbins-Nährlösung ohne Kohlehydrat gezogen. Die Gläschen enthalten von Anfang an verschiedene Konzentrationen von α-Naphthylessigsäure.

Molare Konzentration	Kulturtag			
	1.	2.	4.	6.
10^{-10}	+ 5 %	0	— 4 %	— 5 %
10^{-9}	—22 %	—27 %	—25 %	—27 %
10^{-8}	—43 %	—46 %	—43 %	—44 %
10^{-7}	—61 %	—63 %	—63 %	—63 %
10^{-6}	—76 %	—71 %	—71 %	—71 %
10^{-5}	—85 %	—75 %	—75 %	—71 %

Wirkung nach verschiedener Zeit als Förderung (+) resp. Hemmung (—) berechnet in % des Zuwachses der Kontrolle nach

$$W = \pm \frac{Z_v - Z_k}{Z_k} \cdot 100$$

Z_v = Zuwachs des Versuchs.

Z_k = Zuwachs der Kontrolle.

macht; sie ist zweifellos für die Erkennung des Mechanismus der Wuchsstoffwirkung von Bedeutung und wird daher weiterverfolgt.

b) cis-Zimtsäure.

Haagen-Smit und Went (1935) haben den Einfluss der Zimtsäuren auf das Wachstum mit dem *Pisum*-Test und dem *Avena*-Zylindertest untersucht. die trans-Zimtsäure zeigte keine Wirkung, wohl aber die p-Methyl- und m-Nitro-Zimtsäure. Die cis-Zimtsäure bewirkte sehr starke Krümmungen der Epikotylhälften und eine Verlängerung der *Avena*-Koleoptilzylinder. Sie hatte in diesen Fällen etwa die gleich starke Wirkung auf die Zellstreckung wie die β-Indolylessigsäure, während der normale *Avena*-Test viel schwächer reagierte. Diese schwächere Reaktion beruht nach den beiden Forschern darauf, dass die cis-Zimtsäure in der Koleoptile langsamer transportiert wird als die β-Indolylessigsäure. Es ist nun von Interesse, zu untersuchen, wie dieser Stoff auf das Wurzelwachstum wirkt. Herr Prof. Dr. Erlenmeyer, Basel, stellte einige Präparate zur Verfügung. Von einer cis-Zimtsäure vom Smp 56,5° C wurden wässerige Lösungen hergestellt ($5{,}4 \times 10^{-4}$ bis $5{,}4 \times 10^{-9}$ molar). Die Lösungen wurden im Dampftopf sterilisiert und am 4. Tage zu den keimfrei gezogenen Maiswurzeln zugegeben. Wird der Zuwachs der folgenden vier Tage mit dem Zuwachs vor der Wuchsstoffzugabe verglichen, so ergibt sich wiederum bei starken Konzentrationen eine bedeutende Hemmung, mit abnehmender Konzentration eine schwächere

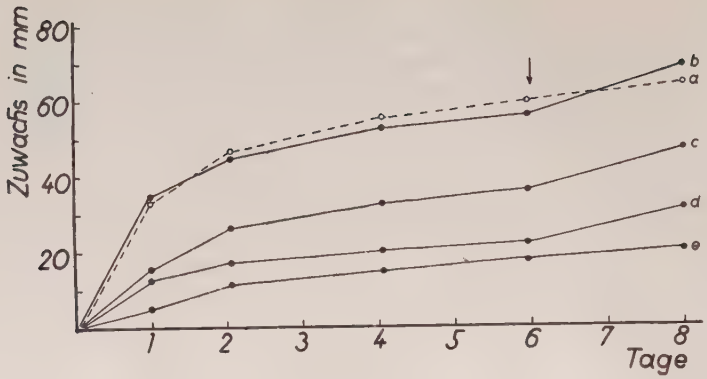

Abbildung 6.

Einfluss der α-Naphthylessigsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln.

Zugabe von 2 % Glucose erst am 6. Tag (↓). Temp. 18° C. (Es ist der Gesamtzuwachs von je 20 Wurzeln aufgetragen.) *a* Kontrolle, *b* 10^{-10} mol, *c* 10^{-9} mol, *d* 10^{-7} mol, *e* 10^{-5} mol.

Hemmung, die in starken Verdünnungen (etwa von 8×10^{-6} molar an) in eine Förderung übergeht (Abbildung 7, Tabelle 3). Das Optimum befindet sich bei 5×10^{-8} mol. Eine zehnmal schwächere Konzentration zeigt bereits keine deutliche Förderung mehr.

Lässt man Wurzeln *längere* Zeit unter Zugabe verschiedener Konzentrationen von cis-Zimtsäure wachsen, so zeigen sich bei hohen Konzentrationen zum Teil blasige Anschwellungen des Rindengewebes, bei den schwächern Konzentrationen mit der Zeit eine Abnahme der Hemmung resp. Zunahme der Förderung (Abbildung 8), wie es Geiger-Huber und Burlet (1936, S. 240) schon für β-Indolylessigsäure beschrieben haben. Das Optimum der fördernden Wirkung bleibt über einen Monat bei der Konzentration 5×10^{-8} mol. Der eventuell stattfindende Verbrauch von Wuchsstoff während dieser Zeit des Wachstums der Wurzeln ist also nicht so gross, dass er die Wuchsstoffkonzentration im Milieu *wesentlich* verändert und dadurch eine Verschiebung der optimalen Wirkung in höhere Konzentrationsstufen verursacht.

c) β-Indolylpropionsäure.

Nach der Identifizierung des Wuchsstoffes aus Kulturen gewisser Schimmelpilze und aus Harn als β-Indolylessigsäure (Kögl 1933) wurden mehrere Indolderivate auf ihre Wirksamkeit im *Avena*-Test untersucht, darunter auch die um eine CH_2-Gruppe in der Seitenkette verlängerte β-Indolylpropionsäure. Nach Kögl und Kostermans (1935) zeigt sie im *Avena*-Test keine Wirkung. Hitchcock (1935)

Tabelle 3.

Je 10 keimfreie Maiswurzeln werden einzeln in liegenden Reagenzgläsern mit 10 cc Pfeffer-Robbins-Nährlösung + 1 % Glucose kultiviert. Nach 4 Tagen werden 6 verschiedene Konzentrationen von cis-Zimtsäure zugegeben.

Kultur-tag		Molare Konzentration $5{,}4\times10^{-X}$						
		0	10^{-9}	10^{-8}	10^{-7}	10^{-6}	10^{-5}	10^{-4}
1.	L	21,8	21,6	20,8	22,8	19,8	20,8	20,9
5.	L	28,0	26,3	26,1	27,1	24,7	25,8	26,0
→	Z_0	6,2	4,7	5,3	5,3	4,9	5,0	5,1
9.	L	33,6	31,1	33,2	31,4	27,3	27,1	26,7
	Z_z	5,6	4,8	7,1	4,3	2,6	1,3	0,7
	W	—9 %	+2 %	+34 %	—19 %	—47 %	—74 %	—86 %

L = Länge der Wurzeln in mm (Mittelwert).
Z_0 = Zuwachs ohne cis-Zimtsäure.
Z_z = Zuwachs mit cis-Zimtsäure.
W = Wirkung (Hemmung resp. Förderung) in % berechnet nach

$$W = \pm \frac{Z_z - Z_0}{Z_0} \cdot 100$$

→ Zugabe der cis-Zimtsäure.

fand sie wirksam bei der Wurzelbildung und den epinastischen Bewegungen von Tomaten und andern Pflanzen.

Kristallisierte β-Indolylpropionsäure von der Firma Hoffmann-La Roche, Basel, wurde verwendet. Die Stammlösungen, von denen aus alle Verdünnungen erfolgten, müssen sorgfältig im Dunkeln aufbewahrt werden, denn nach einiger Zeit färben sie sich gelblich (β-Indolylessigsäure rötlich) und müssen ersetzt werden. Es wurden deshalb zu jedem Versuch neue Lösungen hergestellt. Die Wirkung des Wuchsstoffes in Konzentrationen zwischen 10^{-3} und 10^{-13} mol ist der des Heteroauxins ähnlich, aber schwächer (Abbildung 9). Es zeigte sich auch wie dort eine Förderung des Längenwachstums bei schwachen Konzentrationen, allerdings mit einem Optimum bei 10^{-9} molar. Bei 10^{-5} molar blähte sich die Rindenpartie ebenfalls stets stark auf. Lange dauernder Einfluss von sehr starken Konzentrationen (10^{-3} molar) wirkte bei den meisten Wurzeln tödlich.

Bei schwächer hemmenden Konzentrationen (10^{-6} molar) konnte hier wiederum bei längerer Einwirkung die Feststellung gemacht werden, dass die Hemmung mit der Dauer des Versuchs schwächer wird (Abbildung 10). Die gleiche Erscheinung zeigt sich auch schon bei der β-Indolylessigsäure (Geiger-Huber und Burlet 1936, S. 240)

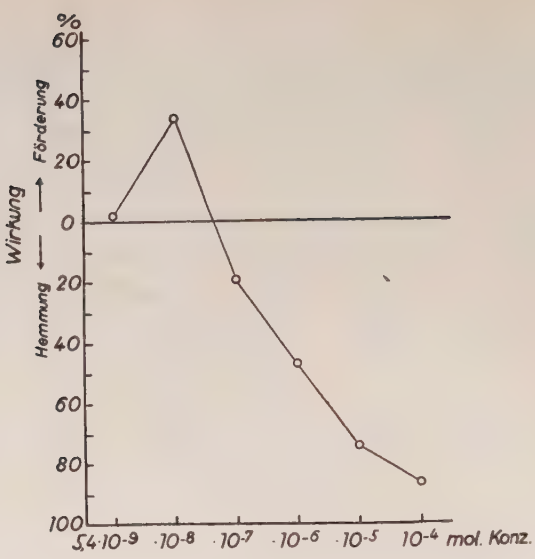

Abbildung 7.
Einfluss der cis-Zimtsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln.

Organkultur: Nährlösung + 1 % Glucose; Temp. 20° C; pro Konz. je 10 Wurzeln. — Versuchsdauer 8 Tage; Zugabe des Wuchsstoffes am Ende des 4. Tages; Vergleich des Zuwachses vor und nach der Zugabe.

und cis-Zimtsäure (s. S. 252). Es scheint sich auch hier um einen Verbrauch oder eine Zerstörung des Wuchsstoffes zu handeln.

d) Phenylessigsäure.

Haagen-Smit und Went (1935) geben einen schwachen Einfluss auf das Wachstum bei Erbsen-Epikotylen an. Da der Verfasser bei gelegentlichen Versuchen über die korrelative Hemmung der Achselknospen einen deutlichen Einfluss der Phenylessigsäure gefunden hatte, wurde auch ihr eventueller Einfluss auf das Wurzelwachstum geprüft. Von Phenylessigsäure (Kahlbaum, puriss.) wurden wässrige Lösungen hergestellt im Konzentrationsbereich von 10^{-3} bis 10^{-11} molar. In den stärksten Konzentrationen zeigt die Phenylessigsäure eine deutliche Hemmung. Bei 10^{-4} molar betrug diese etwa 50 % gegenüber einer Kontrollserie ohne Phenylessigsäure. Sie nimmt sehr rasch mit der Verdünnung ab. Bei 10^{-6} molar zeigt sich manchmal eine Förderung gegenüber den Kontrollen, während schon bei 10^{-8} molar keine Wirkung mehr feststellbar war (s. Abbildung 11).

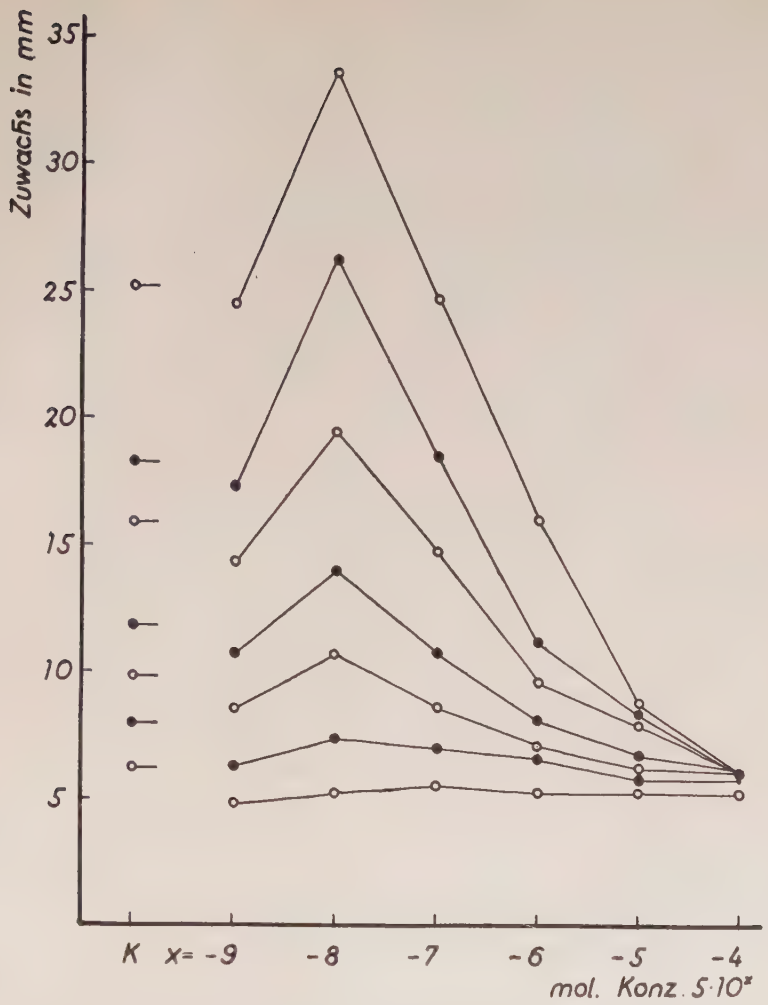

Abbildung 8.

Einfluss der cis-Zimtsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln nach verschiedenen Versuchszeiten.

Versuchsbedingungen wie Abb. 7. Die Kurven bedeuten von unten nach oben: Mittlerer Zuwachs 4 Tage vor resp. 1, 3, 5, 9, 13, 38 Tage nach der Wuchsstoffzugabe.
K = parallele Kontrollserie ohne Wuchsstoff.

Dieser Verlauf der Wirkung konnte aber nur festgestellt werden, wenn *Glucose* in der Nährlösung vorhanden war. In kohlehydratfreier Nährlösung zeigten nur die stärkeren Konzentrationen eine Hemmung; schwächere Konzentrationen als 10^{-5} molar erwiesen sich dann stets als wirkungslos, ob man sie mit Kontrollserien ohne Wuchsstoffzusatz ver-

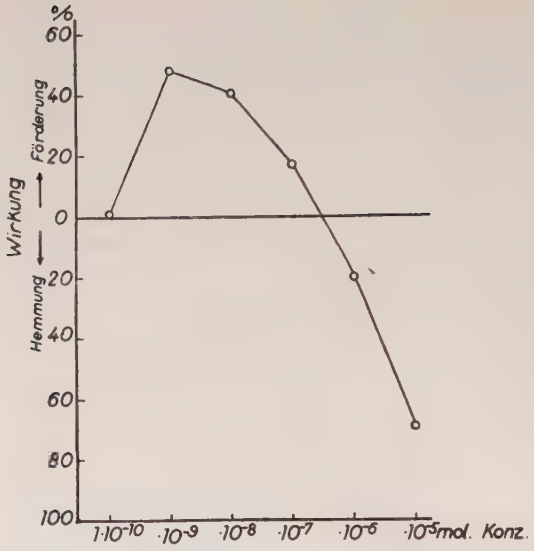

Abbildung 9.
Einfluss der β-Indolylpropionsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln.

Organkultur: Nährlösung + 1 % Glucose, Temp. 20° C; pro Konz. je 10 Wurzeln. — Versuchsdauer 6 Tage; Zugabe des Wuchsstoffes am Ende des 3. Tages; Vergleich des Zuwachses vor und nach der Zugabe.

glich oder auch mit dem Wachstum der gleichen Wurzeln vor Zugabe der Phenylessigsäure (s. hierzu auch S. 250). Die starken Konzentrationen (10^{-4} molar) verlangsamen die Wachstumsgeschwindigkeit nur; ein Absterben der Wurzeln wurde nie beobachtet.

Es zeigt sich also, dass die Phenylessigsäure nur in einem relativ engen Konzentrationsbereich das Längenwachstum der Wurzeln beeinflussen kann und eine wesentlich schwächere Wirkung hat als die drei vorgenannten Substanzen. In einzelnen Fällen kann sie auch leicht fördernd wirken.

Bei *gleichzeitiger* Zugabe verschiedener Konzentrationen von Phenylessigsäure und β-Indolylpropionsäure zeigte sich eine Wirkung, die zwischen den beiden zugegebenen Stoffen lag; eine besondere Wirkungssteigerung wurde nicht beobachtet.

e) Aneurin.

Ueber die Bedeutung des Aneurins (Vitamin B_1) für das Pflanzenwachstum erschienen in den letzten Jahren viele Arbeiten. Kögl und Haagen-Smit (1936) stellten eine günstige Wirkung auf die

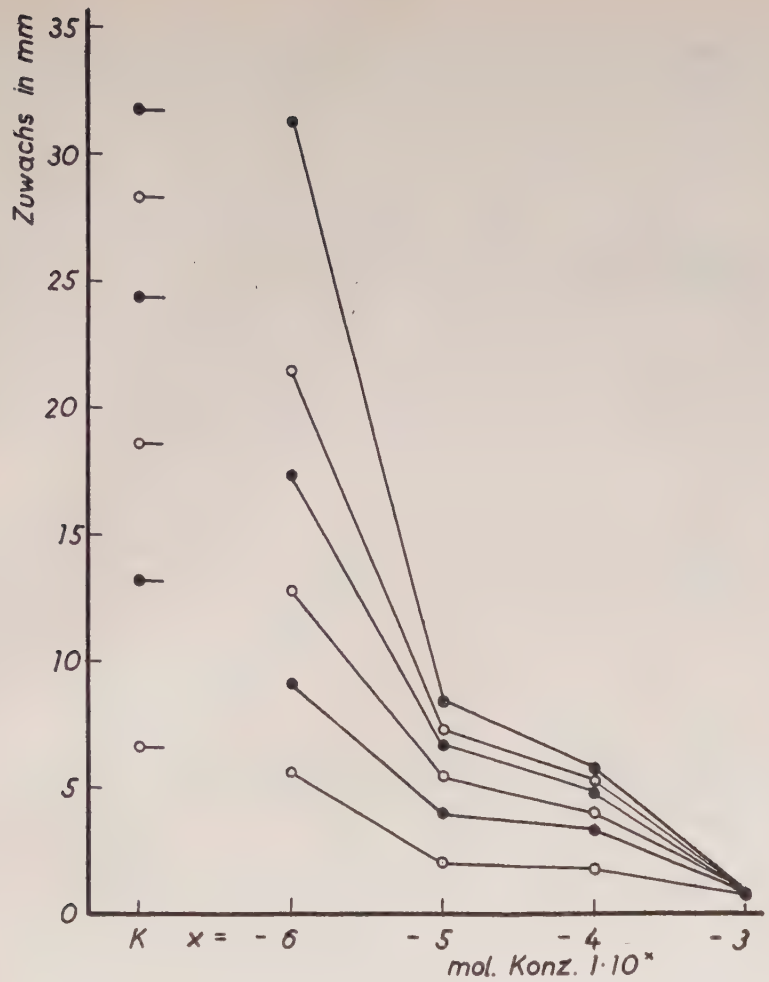

Abbildung 10.
Einfluss der β-Indolylpropionsäure auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln nach verschiedenen Versuchszeiten.
Versuchsbedingungen wie Abb. 9. Die Kurven bedeuten von unten nach oben: Mittlerer Zuwachs 3, 6, 8, 10, 12, 15 Tage nach der Wuchsstoffzugabe.
K = parallele Kontrollserie ohne Wuchsstoff.

Wurzelentwicklung fest. Bonner und Mitarbeiter (1937) zeigten, dass Aneurin für das Wachstum von isolierten Erbsenwurzeln erforderlich ist. Robbins und Schmidt (1938) fanden, dass Tomatenwurzeln das Vitamin B_1 für unbegrenztes Wachstum benötigen.

Es wurden Versuche mit wässerigen Lösungen von Vitamin B_1 (von der Firma Hoffmann-La Roche, Basel) angestellt. Die Sterilisation der

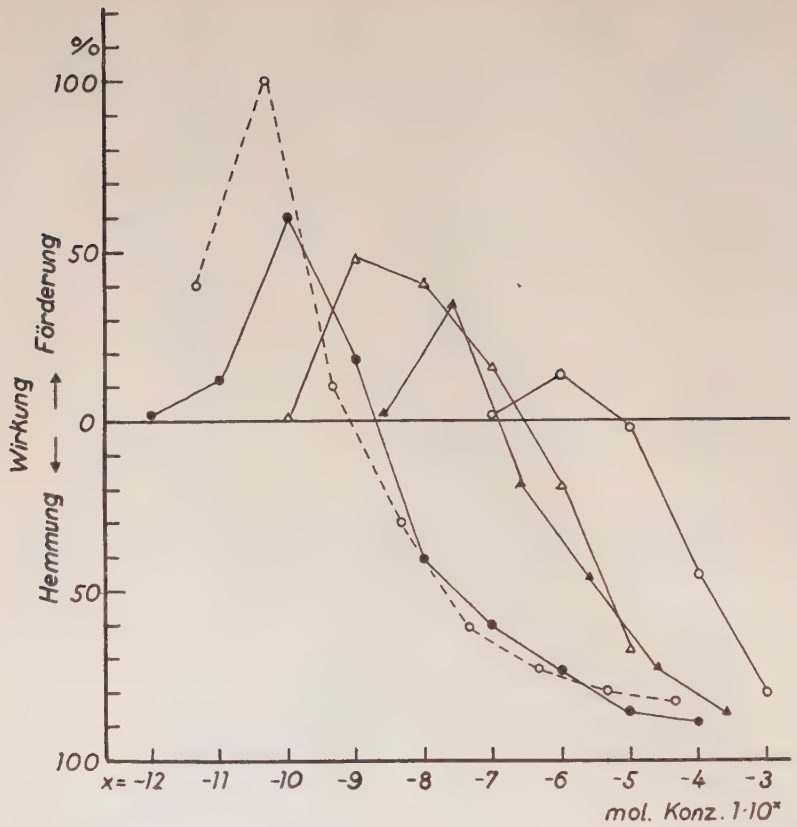

Abbildung 11.
Vergleich der Wirkung verschiedener Wuchsstoffe auf das Wachstum isolierter Maiswurzeln.
Versuchsbedingungen siehe Abb. 5—10.

α-Naphthylessigsäure ●———●
β-Indolylpropionsäure △———△
cis-Zimtsäure ▲———▲
Phenylessigsäure ○———○
β-Indolylessigsäure (nach Geiger-Huber und Burlet 1936) ○– – –○
Auf der Abszisse sind die Anfangskonzentrationen angegeben.

Lösungen erfolgte im Dampftopf, aber auch mit Bakterienfiltern « G 5 auf 3 » von Schott & Gen., Jena, um ein Erhitzen im Dampftopf zu vermeiden. Gibt man den Maiswurzeln zur Nährlösung auch Vitamin B_1, so zeigt sich in der ersten Zeit kein Einfluss. In Versuchen, die über einige Wochen ausgedehnt wurden, konnte ein schwaches Optimum des Wachstums bei ca. 10^{-8} molar festgestellt werden. In 10^{-5} molarer Lösung blieben die Wurzeln im Wachstum hinter den Kontrollen zurück. 10^{-9} molare Lösungen zeigten keine Wirkung. Wie A d d i c o t t

(1939) angibt, scheint das Vitamin B_1 weniger als Zellstreckungshormon in den Pflanzen zu wirken, sondern mehr die meristematische Tätigkeit zu beeinflussen. Die beobachtete Vergrösserung des Längenwachstums mag auch auf einen indirekten Einfluss des Vitamins B_1 zurückzuführen sein.

Versuche mit gleichzeitiger Zugabe von Heteroauxin und Aneurin führten zu keinem *eindeutigen* Resultat.

Alle unsere Versuche zeigten, dass eine Förderung des Wurzelwachstums durch Aneurin in der Art und Weise, wie es für die Streckungswuchsstoffe gefunden worden war, *nicht* statt hatte. Die Versuche mit Aneuringaben wurden daher abgebrochen.

Es mag hier auch erwähnt werden, dass in Versuchen mit Zugabe von *Mesoinosit* kein Einfluss auf das Längenwachstum gefunden wurde.

Theoretische Betrachtungen.

Vergleicht man die Resultate, die mit den verschiedenen untersuchten Wuchsstoffen und Heteroauxin erhalten wurden, so erkennt man sofort einige Analogien. Alle untersuchten Stoffe ergeben eine *ähnliche* Wirkung auf das Wurzelwachstum. In stärkeren Konzentrationen hemmen sie das Längenwachstum, mit abnehmender Konzentration nimmt diese Hemmung ab und geht dann meist in eine Förderung über, so dass die Wirkungskurve ein *Optimum* aufweist. Verschieden sind *Grösse* und *Bereich* der wirksamen Konzentration (s. Abbildung 11). Manche Stoffe wirken in einem sehr weiten Bereich, wie z. B. die β-Indolylessigsäure und die α-Naphthylessigsäure. Diese zeigen bei schwachen Konzentrationen auch eine bedeutende Förderung gegenüber Wurzeln, denen keiner dieser Stoffe zugegeben wurde. Andere wieder, wie die Phenylessigsäure, haben einen relativ engen Wirkungsbereich und zeigen nur in einzelnen Fällen eine geringe Förderung gegenüber wuchsstofffrei gezogenen Wurzeln.

Während diese Untersuchungen zum Teil noch im Gange waren, erschienen einige Arbeiten über den Einfluss verschiedener Substanzen auf das Längenwachstum der pflanzlichen Organe. Thimann und Schneider (1939) geben einige Kurven über das Wachstum der Koleoptile von *Avena* und des Epikotyls von *Pisum* unter dem Einfluss einer Anzahl wirksamer Substanzen. Auch hier, beim Wachstum oberirdischer Organe, ordneten sich die in vorliegender Untersuchung dargestellten Substanzen in eine ähnliche Wirkungsreihe. Bonner und Koepfli (1939) untersuchten eine grosse Anzahl Substanzen in ihrer Wirkung auf das Wachstum von *Avena*-Wurzeln, die nicht vom Korn isoliert waren. Sie fanden bei β-Indolylessigsäure nur eine Förderung des Wachstums in Konzentrationen von 10^{-8} bis 10^{-10} molar, wenn der Lösung noch Vitamin B_1 zugegeben worden war. Sie bestimmten des-

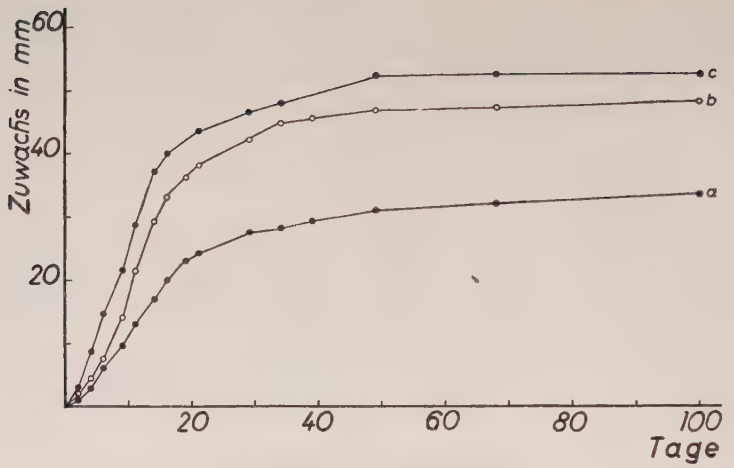

Abbildung 12.

Einfluss der Länge der Keimwurzeln auf den Zuwachs gleich langer isolierter Wurzelstücke in Organkultur.

Mittel von je 15 Wurzeln, Nährlösung + 1 % Saccharose, Temp. 19—21° C. Länge der Keimwurzeln : $a = 2{,}5$ cm; $b = 4{,}5$ cm; $c = 7{,}5$ cm.

halb die 50 %ige Hemmung bei allen Substanzen, um deren Wirkung vergleichen zu können. Die Wirksamkeit nimmt auch bei diesen Autoren ab in der Reihenfolge : β-Indolylessigsäure, α-Naphthylessigsäure, cis-Zimtsäure, β-Indolylpropionsäure, Phenylessigsäure. Den engen Wirkungsbereich der Phenylessigsäure fand auch Borgström (1939), der mit intakten Wurzeln von *Allium* arbeitete.

Andere das Wachstum beeinflussende Faktoren.

a) Bedeutung der Länge der intakten Wurzeln am Korn.

Auf S. 241 haben wir mitgeteilt, dass die individuellen Schwankungen im Wachstum zum Teil auf die ursprüngliche Länge der intakten Wurzeln am Korn zurückzuführen sind. Auf diese Erscheinung soll jetzt näher eingegangen werden.

Setzt man eine grössere Zahl von Maiskörnern zur gleichen Zeit zur Keimung an, so zeigen sich immer solche, die früher keimen und deren Wurzeln zu einem bestimmten Zeitpunkt länger sind als die übrigen. Trennt man zu diesem Zeitpunkt von diesen Wurzeln gleicher Aufzucht, aber verschiedener Länge, gleich lange Spitzen (20 mm) ab und zieht diese Wurzelstücke in gewohnter Weise in Organkultur, so wachsen diejenigen, *die von den langen Wurzeln stammen, stets besser als die Stücke kürzerer Wurzeln*. Die langsamer wachsenden Wurzel-

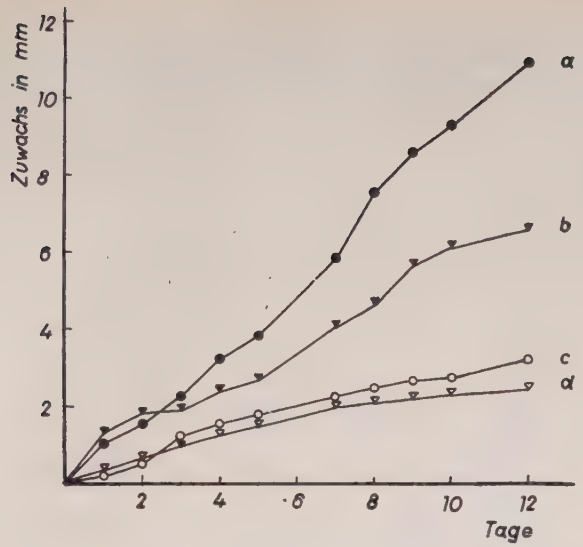

Abbildung 13.
Mittlerer Zuwachs von Maiswurzeln verschiedenen Alters.
Nährlösung + 1 % Saccharose; Temp. 20° C.
Mittel aus je 10—15 Wurzeln.

a Länge der Keimwurzel 2 cm } nach 7täg. Kei-
b » » » 1,4 cm } mung isoliert.
c » » » 7,5 cm } nach 14täg. Kei-
d » » » 4 cm } mung isoliert.

spitzen erreichen auch eine *kleinere Endlänge,* denn selbst nach 3½-monatiger Kultur erreichen sie die Endlänge der schneller wachsenden Wurzeln nicht (Abbildung 12). Das Wachstum lässt dagegen bei allen Wurzeln ungefähr zur *gleichen* Zeit nach.

Die genannte Erscheinung tritt aber nur auf, wenn als Kohlehydratquelle der Nährlösung *Saccharose* (1—2 %) zugesetzt wird. Wird *Glucose* (Präparat der Firma B. Siegfried, Zofingen) gegeben, so gleichen sich die Unterschiede aus.

Werden Körner absichtlich in zwei Serien mit einer Zeitdifferenz von 7 Tagen zur Keimung gebracht, aber am gleichen Tage geerntet und die Endstücke ihrer Wurzeln in Organkultur genommen, so zeigen die Wurzelstücke der später gekeimten Körner (also die *jüngern* Wurzeln) stets ein *besseres* Wachstum. Innerhalb der ältern und der jüngern Serie zeigen wiederum die Wurzelstücke, die von *langen* (schneller gewachsenen) Wurzeln stammen, in Kultur ein besseres Wachstum als die Stücke von ursprünglich *kürzern* (langsamer gewachsenen) Wurzeln, sofern wenigstens der Nährlösung Saccharose zugesetzt worden war (Abbildung 13). Eine ähnliche Erscheinung konnte auch Delarge

Tabelle 4.
Wachstum der intakten Wurzeln am Korn
(Mittelwert aus 6 Wurzeln).

Tag	Länge in mm	Tag	Länge in mm
1.	4	13.	184
3.	25	15.	191
5.	58	19.	200
9.	134	22.	208
11.	159	24.	209
12.	180	26.	209

Temperatur 20° C im feuchten Raum eines hohen Glasgefässes.

(1939) bei seinen Organkulturen mit Mais- und Weizenwurzeln beobachten.

Welches sind die Ursachen dieser Unterschiede im Wachstum? Lässt man die Hauptwurzel an der intakten Pflanze wachsen, so hört ihr Wachstum nach einer bestimmten Zeit auf (Tabelle 4). Werden Spitzen solcher Wurzeln zu verschiedenen Zeiten abgetrennt und in Organkultur gebracht, so wachsen sie unter den optimalen Bedingungen der Kultur so weiter, wie es etwa ihrem Entwicklungsstadium zur Zeit des Abtrennens entspricht. Es ist allerdings zu betonen, dass die Wachstumsgeschwindigkeit der *isolierten* Wurzel in allen Fällen gegenüber der *intakten* verringert ist.

Vergleicht man die Wachstumskurven von Wurzeln, die beim Abtrennen älter waren, mit den Kurven jüngerer Wurzeln, so decken sich die Kurven der älteren Wurzeln mit dem oberen Teil der Kurven der jüngeren Wurzeln, d. h. die älteren Wurzeln haben die Periode des gleichmässigen Zuwachses *vor* dem Abtrennen am Korn bereits durchlaufen, während die jüngeren erst zu Beginn der Organkultur in diese Periode eintreten (Abbildung 14).

Die Kultur verändert den Wachstumstypus nicht. Die isolierten Wurzeln unterscheiden sich nur dadurch, dass sie kürzere oder längere Zeit mit dem Korn in Verbindung gestanden haben, resp. dass sie einer Wurzel entstammen, die einem früheren oder späteren Entwicklungszustand entspricht. Die ältere Wurzel wächst am Korn langsamer, die jüngere schneller; abgetrennte Spitzen wachsen, auch wenn sie wie in unserem Falle stets mehr als die gesamte Wachstumszone enthalten, in Kultur trotz *weitgehend optimaler* Ernährungsbedingungen in solcher Art und Weise weiter, wie es etwa dem Entwicklungszustand an der intakten Wurzel entspricht. Das Wachstum der Wurzelstücke in Organkultur ist demnach *nicht* unabhängig vom Vorleben, sondern wird durch Gesetze bestimmt, die der Wurzel *vor* dem Abtrennen aufgeprägt

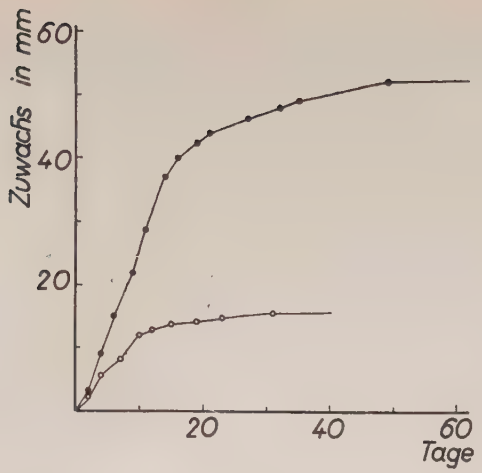

Abbildung 14.
Mittlerer Zuwachs von Maiswurzeln verschiedenen Alters, aber gleicher Länge der Keimwurzel.

Nährlösung + 1 % Saccharose; Temp. 20° C. Mittel aus je 12 Wurzeln. Länge der Keimwurzeln ± 7.5 cm. Alter vor dem Abtrennen 5 Tage (obere Kurve) resp. 11 Tage (untere Kurve).

wurden. Dies ist insofern interessant, als man erwarten könnte, dass abgetrennte Wurzelspitzen, die die ganze Wachstumszone enthalten und unter gleiche optimale Wachstumsbedingungen gelangen, auch entsprechend *gleich* weiterwachsen würden. Da dies nicht der Fall ist, müssen sich in den Wurzeln wachstumbestimmende Faktoren vorfinden, deren Einfluss sich mit dem Alter resp. Entwicklungszustand ändert, die ihren Sitz im vordern Teile der Wurzeln haben und auch in isolierten und in Kultur genommenen Spitzen das Wachstum massgebend regieren.

Die andere Erscheinung, dass zur gleichen Zeit angesetzte Körner rascher oder langsamer wachsende Wurzeln liefern, scheint bei den langsamer wachsenden auf den Mangel irgendwelcher wachstumsbeschleunigender Faktoren zurückzuführen sein.

Die Glucose enthält anscheinend als geringe « Verunreinigung » den mangelnden Faktor, der das Wachstum der bisher langsamer gewachsenen Wurzeln beschleunigt. Deshalb werden durch Glucosezugabe die Unterschiede zwischen den verschiedenen Serien ausgeglichen. Da die Saccharose diesen mangelnden Faktor offenbar nicht enthält, treten bei Saccharosezugabe stets die oben beschriebenen Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit deutlich auf. Da das Vitamin B_1 manchmal Zuckern als Verunreinigung beigemengt sein kann (s. z. B. Schopfer

1932), wurde geprüft, ob es sich bei diesem fehlenden Faktor um Vitamin B_1 handeln könnte, obwohl R y t z (1939) bei Glucose Siegfried mit dem Phycomycestest kein Vitamin B_1 nachweisen konnte. Es wurden Wurzeln in Saccharose- und in Glucosenährlösung mit mehreren Konzentrationen Vitamin B_1 gezogen. Aus den Resultaten ging hervor, dass Vitamin B_1 wahrscheinlich *nicht* der fehlende Faktor sein kann, der durch die angewandte Glucose zugeführt wird.

b) Die Bedeutung des Alters der Keimwurzel.

Lässt man frisch abgetrennte Wurzeln in Nährlösung *ohne* Kohlehydrat wachsen, so hört das Wachstum bald auf (S. 243). Das gleiche ist auch der Fall, wenn man solche Wurzelstücke nach dem Abtrennen von den Keimpflanzen während optimaler Zeit (16 Stunden) mit 2 % Glucoselösung vorbehandelt; dagegen wird der Zuwachs dadurch besser, gleichmässiger und daher leichter messbar.

Man kann nun diese Versuchsanstellung dazu benützen, um nach der Ursache des Aufhörens des Wachstums zu suchen. Wenn man nämlich von der Ansicht ausgeht, dass das Wachstum isolierter Wurzeln in kohlehydratfreier Nährlösung deshalb zum Stillstand kommt, weil ihre Bau- und Wirkstoffe verbraucht sind, so müsste offenbar eine Zugabe *geeigneter* Wachstumsfaktoren (Nähr- und Wirkstoffe) das Wachstum wiederum in Gang bringen. Diese Methode hat offenbar auch den Vorteil, dass der Verbrauch der autochthonen Nähr- und Wirkstoffe in den Wurzeln diese für eine Zugabe solcher Stoffe besonders empfindlich macht. Es handelt sich also darum, die ursprünglich vorhandenen Wachstumsfaktoren im Verlaufe des Versuches verbrauchen zu lassen, um dann um so eher den Einfluss *zugesetzter* Stoffe studieren zu können.

Lässt man mit Glucose vorbehandelte Wurzeln in Organkultur (bei $\pm$ 20° C) wachsen, so ist ihr Zuwachs nach 6—8 Tagen sehr gering. Gibt man in diesem Zeitpunkt (Abbildung 15) Glucose zu, indem man die Wurzeln 24 Stunden in Nährlösung mit 2 % Glucose einträgt, dann abspült und wiederum in frische Nährlösung *ohne* Glucose überträgt, so zeigt sich ein starker Anstieg des Wachstums, der ungefähr nach dem 11. Tag von Versuchsbeginn an wieder Null wird. Wiederholt man nun die Glucosebehandlung (am 14. Tage), so zeigt sich diesmal *keine* Förderung des Wachstums mehr; die Glucose stellt offenbar in diesem Zeitpunkt *nicht den massgebenden* Wachstumsfaktor dar. Aus diesem Grunde wurde die Behandlung am 17. Tage wiederholt, aber mit Glucoselösung, der *Heteroauxin in optimaler Konzentration*[1] *zugesetzt*

[1] Da die Behandlung mit Heteroauxin nur während *kurzer* Zeit (24 Stunden) erfolgt, wurde nicht die früher (G e i g e r - H u b e r und B u r l e t 1936) ermittelte optimale Heteroauxin-Konzentration, nämlich 3×10^{-11}, zugegeben, sondern eine etwa dreimal stärkere.

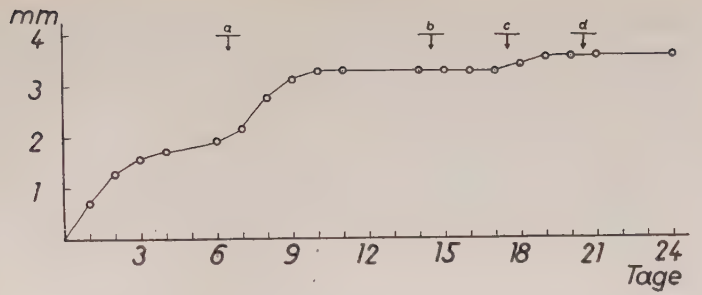

Abbildung 15.
Mittlerer Zuwachs von Maiswurzeln in Nährlösung ohne Kohlehydrat.

20 Wurzeln während 16 Stunden mit 2 % Glucose vorbehandelt. Im Verlaufe des Versuches wurden die Wurzeln während der angegebenen Zeiten eingelegt in:
Nährlösung + 2 % Glucose (*a* resp. *b*).
und Nährlösung + 2 % Glucose + 1.10^{-10} mol. β-Indolylessigsäure (*c* resp. *d*).
Versuchstemp. 18° C.

worden war. Tatsächlich ergibt sich nun ein erneuter, wenn auch geringerer Wachstumsanstieg (Abbildung 15). Nach weiteren zwei Tagen ist das Wachstum der Wurzeln wiederum zum Stillstand gekommen, eine erneute Behandlung mit Wuchsstoff und Glucose ergibt *keine* Wachstumssteigerung mehr; *die Wurzeln haben ihre endgültige Länge erreicht*. Daraus geht hervor, dass Glucose und Wuchsstoff (β-Indolylessigsäure) offenbar nicht die *einzigen* Wachstumsfaktoren sind, die die Längenzunahme der Wurzeln regulieren.

Die eben skizzierte und am Versuch der Abbildung 15 demonstrierte Methode erlaubt nun prinzipiell auch den Einfluss *weiterer* allenfalls in Betracht kommender Wachstumsfaktoren zu untersuchen. Von definierten Faktoren haben wir das Vitamin B_1 (Aneurin Roche) gewählt (Abbildung 16). Die Wurzeln wurden wiederum mit Glucose vorbehandelt und dann *ohne* Kohlehydrat wachsen gelassen. Am 6. Tage hatte das Wachstum stark nachgelassen, und die Wurzeln wurden erneut mit Glucose behandelt. Es zeigte sich ein starkes Ansteigen des Wachstums während einiger Tage; am 13. Tage war es wiederum fast Null geworden. Eine Behandlung mit Glucose und Wuchsstoff hatte in diesem Falle keine Wirkung. Am 17. Tage wurden die Wurzeln nun mit Nährlösung und Glucose behandelt, der Vitamin B_1 (Konzentration 10^{-8} mol) zugesetzt worden war. Aber auch diese Behandlung bewirkte kein Ansteigen des Wachstums. Eine nochmalige Behandlung mit Glucose und Wuchsstoff am 20. Tage blieb ebenfalls wirkungslos. Die drei Wachstumsfaktoren Glucose, Wuchsstoff und Vitamin B_1 können daher in diesem Zeitpunkt *nicht* mehr die *entscheidenden* Faktoren für das

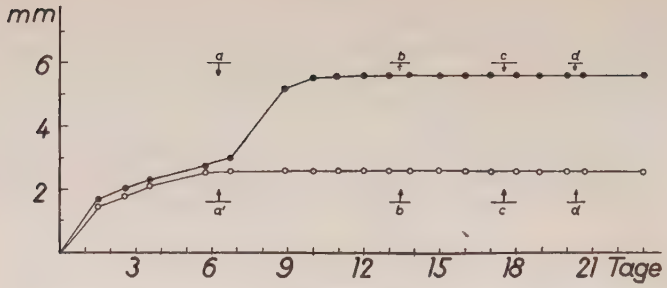

Abbildung 16.

Mittlerer Zuwachs von Maiswurzeln in Nährlösung ohne Kohlehydrat.

Je 25 Maiswurzeln während 16 Stunden mit 2 % Glucose vorbehandelt. Im Verlaufe des Versuchs wurden die Wurzeln während der angegebenen Zeiten eingelegt in:
Nährlösung + 2 % Glucose (*a*)
Nährlösung ohne Glucose (*a'*)
Nährlösung + 2 % Glucose + 1.10^{-10} mol β-Indolylessigsäure (*b* und *d*)
Nährlösung + 2 % Glucose + 1.10^{-8} mol Aneurin (*c*).

Wachstum sein, denn auch wenn sie gemeinsam zugegeben werden, sind sie nicht imstande, das Wachstum neu anzuregen.

In einer Parallelserie des gleichen Versuches wurden die Wurzeln am 6. Tage in frische Pfeffer-Robbins-Nährlösung gebracht, die kein Kohlehydrat enthielt, um den Einwand zu entkräften, als ob der Wechsel der Nährlösung allein (und dadurch eventuell der Gehalt an CO_2 und O_2) das Wachstum beeinflusse und nicht die Glucose. Die Wurzeln zeigen aber *kein* weiteres Wachstum, die Glucose ist also offenbar zu dieser Zeit der begrenzende Faktor. Diese Wurzeln sollten nun eigentlich besonders empfindlich für eine Glucosezugabe sein. Behandelt man sie aber am 13. Tage mit Glucose und Heteroauxin in optimaler Konzentration, so zeigt sich *keine* Steigerung des Wachstums, ebensowenig bei späteren Behandlungen mit Glucose und Vitamin B_1 resp. Glucose und Heteroauxin.

Diese Versuche zeigen, dass die Wurzeln in kohlehydratfreier Nährlösung nach etwa 14—20 Tagen ihr Wachstum einstellen. Dies kann nicht durch den Mangel der bisher untersuchten Faktoren bedingt sein, da ihre Zugabe in keinem Falle mehr eine Wirkung zeigt. Es scheint sich hier um einen noch unbekannten Faktor oder Faktorenkomplex zu handeln, der das Altern der Wurzeln bestimmt, auch wenn man ihnen Glucose, Heteroauxin und Vitamin B_1 zugibt. Es müssen deshalb ausser den eben genannten noch andere (unbekannte) Wachstumsfaktoren vorhanden sein, die das Längenwachstum regulieren und die wir vorläufig unter dem physiologischen Begriff des « Alters » oder « Entwicklungs-

zustandes » zusammenfassen. Es scheint nicht ausgeschlossen, dass sich mit Hilfe der eben angegebenen Methode und bei systematischer Untersuchung auch die unter dem Begriff « Alter » zusammengefasste Faktorengruppe des Wachstums analysieren und wenigstens zum Teil mit Bekanntem identifizieren lässt, um so mehr als auch in vielen Untersuchungen der fördernde Einfluss von Blattextrakten, Kornextrakten, Wasserauszügen von Wurzeln, Hefeautolysat, Gemischen von Aminosäuren, Vitamin B_6 und Vitamin C auf das Wurzelwachstum festgestellt worden ist (Robbins 1922, White 1932, Loo und Loo 1935, Robbins und White 1936, Bonner und Addicott 1937, Borgström 1939 u. a.). Leider haben die Zeitverhältnisse den Verfasser gehindert, weitere Versuche in dieser Richtung auszuführen.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Es werden einige Modifikationen der Methode von Geiger-Huber und Burlet (1936) und Burlet (1940) für die keimfreie Organkultur von Maiswurzeln beschrieben.
2. Der Einfluss verschiedener Zucker auf das Wachstum wurde untersucht. Maltose erwies sich als bestes Kohlehydrat, Galactose und Lactose zeigten sich als völlig ungeeignet.
3. Der Wuchsstoffgehalt der Wurzeln in Organkultur wurde untersucht. Es wurde festgestellt, dass Wurzeln auch nach 20 Tagen Organkultur in Nährlösung, die nur Salze und Glucose enthält, noch nachweisbare Mengen von Wuchsstoff enthalten.
4. Die Wirkung folgender Wuchsstoffe auf das Wachstum von isolierten-Wurzeln wurde geprüft : α-Naphthylessigsäure, cis-Zimtsäure, β-Indolylpropionsäure und Phenylessigsäure. Ihre Wirkungskurven zeigen alle ein Optimum. Bei der optimalen Konzentration tritt meist eine mehr oder weniger deutliche *Förderung* des Längenwachstums auf; höhere Konzentrationen hemmen das Wachstum. Das Optimum liegt für die verschiedenen Wuchsstoffe bei verschiedenen Konzentrationen (s. Abbildung 11); auch ist der Wirkungsbereich verschieden : z. B. zeigt α-Naphthylessigsäure eine Wirkung in einem weiten, Phenylessigsäure in einem sehr engen Konzentrationsbereich.
5. Das Wachstum der intakten Wurzel am Korn *vor* dem Abtrennen ist entscheidend für ihr späteres Wachstum in Organkultur. Wurzelspitzen, die von gleich alten, aber verschieden rasch gewachsenen Wurzeln stammen, wachsen in der Organkultur mit einer entsprechenden Geschwindigkeit weiter. Abgetrennte Spitzen ursprünglich jüngerer Wurzeln wachsen in Organkultur rascher als jene älterer Wurzeln, und zwar auch dann, wenn die Wurzeln gleiche Länge hatten.

6. Es wird eine Methode zur Feststellung weiterer Wachstumsfaktoren beschrieben. Die Wurzeln werden ohne den zu prüfenden Faktor wachsen gelassen, damit dieser in der Wurzel weitgehend aufgebraucht und damit die Empfindlichkeit der Wurzeln für ihn gesteigert werde. Nach einiger Zeit wird dann dieser Faktor zugegeben und sein Einfluss auf das Wachstum beobachtet. Zugabe von Glucose bewirkt nach dieser Methode bis etwa zum zwölften Tage eine Steigerung des Wachstums; nachherige Zugabe hat keine Wirkung. Mit Heteroauxin *und* Glucose zeigt sich noch eine gewisse Förderung bis zum siebzehnten Tage; spätere Zugabe von Glucose und Heteroauxin, eventuell sogar kombiniert mit Aneurin, zeigt keine Wirkung. Daraus wird geschlossen, dass beim Wachstum der Wurzeln in Organkultur Glucose, Streckungswuchsstoffe und Aneurin *nicht* die einzigen Wachstumsfaktoren darstellen.

Die vorliegende Arbeit wurde am Botanischen Institut der Universität Basel unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber in den Jahren 1937—1940 ausgeführt. Wegen häufiger Militärdienstleistung mussten die Untersuchungen für längere Zeit unterbrochen werden. Herrn Prof. Dr. Geiger-Huber möchte ich an dieser Stelle für die Ueberlassung des Themas und die vielen wertvollen Anregungen, die er mir während der Ausführung dieser Arbeit zuteil werden liess, meinen besten Dank aussprechen.

Dem Vorsteher des Botanischen Instituts, Herrn Prof. Dr. G. Senn, danke ich bestens für das wohlwollende Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat und für die Ueberlassung der Mittel des Instituts.

Ebenso möchte ich Herrn Prof. Dr. H. Erlenmeyer, Anstalt für anorganische Chemie, Basel, danken für die Herstellung der cis-Zimtsäure. Ferner danke ich dem Verband landwirtschaftlicher Genossenschaften in Buchs für die zuvorkommende Lieferung von ausgewähltem Rheintaler Mais.

Basel, Botanisches Institut der Universität, April 1941.

Zitierte Literatur.

1939 Addicott, Fr. T.: Vitamin B_1 in relation to meristematic activity of isolated pea roots. Bot. Gaz. **100,** 836—843.

1936 Amlong, H. U.: Der Einfluss des Wuchsstoffes auf die Wanddehnbarkeit der Vicia-Faba-Wurzeln. Ber. deutsch. bot. Ges. **54,** 271—275.

1937 — Ueber die Bedeutung des Wuchsstoffes für Wachstum und Geotropismus der Wurzeln. Ber. deutsch. bot. Ges. **55,** 184—186.

1936 — Zur Frage der Wuchsstoffwirkung auf das Wurzelwachstum. Jahrb. f. wiss. Bot. **83,** 773—780.

1938 Bonner, D. M.: Relation of environment and of the physical properties of synthetic growth substances to the growth reaction. Bot. Gaz. **100,** 200—214.

1937 — J. and Addicott, Fr. T.: Cultivation in vitro of excised pea roots. Bot. Gaz. **99,** 144—170.

1938 Bonner, J. and Buchman, E. R.: Synthesis carried out in vivo by isolated pea roots I. Proc. nat. Acad. sciences of U. S. A. **24,** 431—438.
1938 — and Greene, J.: Vitamin B_1 and the growth of green plants. Bot. Gaz. **100,** 226—237.
1939 — and Koepfli, J. B.: The inhibition of root growth by auxins. Amer. Journal Bot. **26,** 557—566.
1939 Borgström, G.: Influence of growth-promoting chemicals on roots of Allium I. Botaniska notiser 207—220.
1933 Boysen-Jensen, P.: Ueber den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta **19,** 345—350.
1935 — Die Wuchsstofftheorie. Fischer, Jena.
1936 — Ueber die Verteilung des Wuchsstoffes in Keimstengeln und Wurzeln während der phototropischen und geotropischen Krümmung. Biologiske Meddelser **13,** 1—31.
1938 — Growth regulators in higher plants. Ann. Review of Biochemistry **7,** 513—528.
1936 Burlet, E.: Zur Methodik der pflanzlichen Organkultur. Verh. schweiz. Natf. Ges. Solothurn, 312—313.
1938 — Die Keimpflanze von Zea Mays als Testobjekt für wurzelbildende Stoffe. (Vorl. Mitt.) Verh. schweiz. Natf. Ges. Chur, 181.
1940 — Ueber die pflanzliche Organkultur und ihre Anwendung bei physiologischen Untersuchungen. Ber. schweiz. bot. Ges. **50,** 519—544.
1928 Cholodny, N.: Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta **6,** 118—134.
1931 — Zur Physiologie des pflanzlichen Wuchshormons. Planta **14,** 207—216.
1935 Crocker, Wm., Hitchcock, A. E. and Zimmerman, P. W.: Simularities in the effect of ethylene and the plant auxins. Contrib. Boyce Thompson Inst. **7,** 231—248.
1939 Delarge, L.: Culture de méristèmes radiculaires in vitro. Bull. suc. royale bot. Belgique **71,** 145—162.
1939 — Croissance et ramification des racines cultivées isolément. Bull. soc. royale des sciences de Liége, 397—416.
1940 Edlbacher, S.: Kurzgefasstes Lehrbuch der physiologischen Chemie. 6. Auflage. Walter de Gruyter & Co., Berlin.
1936 Fiedler, H.: Entwicklungs- und reizphysiologische Untersuchungen an Kulturen isolierter Wurzelspitzen. Zeitschr. f. Bot. **30,** 385—436.
1937 Fox, L. E.: Effects of sudden changes of temperature on elongation rate of primary root. Bot. Gaz. **99,** 196—206.
1937 Gardner, F. E. and Marth, P. C.: Parthenocarpic fruits induced by spraying with growth promoting compounds. Bot. Gaz. **99,** 184—195.
1936 Geiger-Huber, M.: Der Einfluss des Wuchshormons (Heteroauxin) auf das Wurzelwachstum. Verh. schweiz. Natf. Ges. Solothurn, 313.
1938 — Die Bewurzelung von Stecklingen als hormonphysiologisches Problem. Verh. schweiz. Natf. Ges. Chur, 183—185.
1940 — Ueber korrelative Erscheinungen bei der Bildung von Wurzeln an Stecklingen. Verh. Natf. Ges. Basel **51** (Binz-Festband) 170—178.
1936 — und Burlet, E.: Ueber den hormonalen Einfluss der β-Indolylessigsäure auf das Wachstum isolierter Wurzeln in keimfreier Organkultur. Jahrb. f. wiss. Bot. **84,** 233—253.
1937 Guttenberg, H. von: Wachstum und Bewegung. Fortschr. d. Bot. **7.**
1935 Haagen-Smit, A. I. and Went, F. W.: A physiological analysis of the growth substance. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam **38,** 852—857.

1935 Heyn, A. N. J.: The chemical nature of some growth hormones as determined by the diffusion methode. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam **38,** 1074—1081.

1935 Hitchcock, A. E.: Indole-3-n-propionic acid as a growth hormone and the quantitative measurement of plant response. Contrib. Boyce Thompson Inst. **7,** 87—95.

1936 Jost, L. und Reiss, E.: Zur Physiologie der Wuchsstoffe II. Zeitschr. f. Bot. **30,** 335—376.

1932 Klinkenberg, G. A. van: Ueber die Spezifität der Amylasen I, Trennung und Eigenschaften der beiden Malzamylasen. Zeitschr. f. physiol. Chemie **209,** 253—268.

1934 Kögl, F., Haagen-Smit, A. J. und Erxleben, H.: Ueber ein neues Auxin (Heteroauxin) aus Harn. Zeitschr. f. physiol. Chemie **228,** 90—103.

1934 — Haagen-Smit, A. J. und Erxleben, H.: Ueber den Einfluss der Auxine auf das Wurzelwachstum und über die chemische Natur des Auxins der Graskoleoptilen. Zeitschr. f. physiol. Chemie **228,** 104—112.

1935 — und Kostermans, D. G. F. R.: Ueber die Konstitutionsspezifität des Heteroauxins. Zeitschr. f. physiol. Chemie **235,** 201—216.

1936 — und Haagen-Smit, A. J.: Biotin und Aneurin als Phytohormone. Zeitschr. f. physiol. Chemie **243,** 209—226.

1936 Lane, R. H.: The inhibition of roots by growth hormone. Amer. Journal Bot. **23,** 532—535.

1934 Laug, E. P.: Retention of dichromate by glassware after exposure to potassium dichromate cleaning solution. Ind. Engen. Chem. Analyt. Ed. **6,** 111—112.

1935 Loo, T. L. and Loo, S. W.: Studies on the culture of isolated root-tips under sterile conditions I. The effects of leaf extract on the growth of root-tips. Science rep. nat. centr. univ. Nanking ser. B Biology. **2,** 51—79.

1937 Marmer, D. R.: Growth of wheat seedlings in solutions containing chemical growth substances. Amer. Journ. Bot. **24,** 139—145.

1936 Nagao, M.: Studies on the growth hormone of plants I: The production of growth substance in root-tips. Science rep. Sendai (Japan) **10,** 721—731.

1937 — Studies on the growth hormone of plants III: The occurrence of growth substance in isolated roots grown under sterilized conditions. Science rep. Sendai (Japan) **12,** 191—193.

1938 — Studies on the growth hormone of plants IV: Further experiments on the production of growth substance in root-tips. Science rep. Sendai (Japan) **13,** 221—228.

1940 Naundorf, G.: Untersuchungen über den Phototropismus der Keimwurzel von Helianthus annuus. Planta **30,** 638—663.

1939 Overbeck, J. van: Evidence for auxin production in isolated roots growing in vitro. Bot. Gaz. **101,** 450—456.

1939 — Is auxin produced in roots? Proc. nat. acad. sciences of U. S. A. **25,** 245—248.

1938 — and Bonner, J.: Auxin in isolated roots growing in vitro. Proc. nat. acad. sciences of U. S. A. **24,** 260—264.

1936 Raalte, M. H. van: On the influence of glucose on auxin production by the root-tip of Vicia Faba. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam **39,** 261—265.

1922 Robbins, Wm. J.: Cultivation of excised root-tips and stem-tips under sterile conditions. Bot. Gaz. **73,** 376—390.
1922 — Effect of autolized yeast and peptone on growth of excised corn root-tips in the dark. Bot. Gaz. **74,** 59—79.
1938 — and Schmidt, M. B.: Growth of excised roots of the tomato. Bot. Gaz. **99,** 671—728.
1939 — and Schmidt, M. B.: Vitamin B_6, a growth substance for excised tomato-roots. Proc. nat. Acad. sciences of U. S. A. **25,** 1—3.
1936 — and White, V. B.: Limited growth and abnormalities in excised corn root-tips. Bot. Gaz. **98,** 209—242.
1937 — and White, V. B.: Effect of extracts from the corn plant on growth of excised root-tips. Bot. Gaz. **98,** 520—534.
1939 Rytz, W. jun.: Beitrag zum Aneurinstoffwechsel bei höheren Pflanzen. Ber. schweiz. bot. Ges. **49,** 339—399.
1938 Schneider, Ch. L.: The interdependence of auxin and sugar for growth. Amer. Journ. Bot. **25,** 258—270.
1935 Schöbel: Zitiert in Kolloidzeitschrift **70,** 226.
1932 Schopfer, W. H.: Recherches expérimentales sur la formation des zygotes chez Phycomyces blakesleeanus. Bull. soc. bot. suisse **41,** 73—95.
1938 Segelitz, G.: Der Einfluss von Licht und Dunkelheit auf Wurzelbildung und Wurzelwachstum. Planta **28,** 617—643.
1937 Snow, R.: Two new chemical plant growth substances. Nature **139,** 27.
1935 Söding, H.: Die Ausführung des Went'schen Auxintestes am Tageslicht. Ber. deutsch. bot. Ges. **53,** 331—334.
1937 — Ueber Wuchsstoffteste. Jahrb. f. wiss. Bot. **85,** 770—787.
1936 Thimann, K. V.: Auxins and the growth of roots. Amer. Journal Bot. **23,** 561—569.
1937 — On the nature of inhibitions caused by auxin. Amer. Journal Bot. 24, 407—412.
1939 — Auxins and the inhibition of plant growth. Biol. rev. **14,** 314—337.
1939 — and Schneider, Ch. L.: The relative activities of different auxins. Amer. Journal Bot. **26,** 328—333.
1933 Virtanen, A. I. and Hausen, S. v.: Effect of yeast extract on the growth of plants. Nature **132,** 408—409.
1935 Went, F. A. F. C.: The investigations on growth and tropisms carried on in the botanical laboratory of the university of Utrecht during the last decade. Biol. rev. **10,** 187—207.
1937 Went, F. W. and Thimann, K. V.: Phytohormones. Macmillan, New York.
1932 White, Ph. R.: Influence of some environmental conditions on the growth excised root-tips on wheat seedlings in liquid media. Plant Physiol. **7,** 613—628.
1933 Zimmerman, P. W., Crocker, Wm. and Hitchcock, A. E.: The effect of carbon monoxide on plants. Contrib. Boyce Thompson Inst. **5,** 195—211.
1933 — and Hitchcock, A. E.: Initiation and stimulation of adventitious roots caused by unsaturated hydrocarbon gases. Contrib. Boyce Thompson Inst. **5,** 351—369.
1935 — and Wilcoxon, F.: Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. Contrib. Boyce Thompson Inst. **7,** 209—229.

Curriculum vitae.

Ich, Werner Würgler, Sohn des Johann Jakob, Dr. phil. Chemiker, von Zürich (Stadt) und der Lina geb. Landolt, wurde geboren zu Basel am 10. Juni 1914. Nach vier Jahren Primarschule in Münchenstein besuchte ich das untere Gymnasium in Basel und absolvierte am Realgymnasium im Frühjahr 1933 die Maturitätsprüfung. Seither studierte ich an der Universität Basel.

Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Dozenten : Bernoulli, Däniker, Fichter, Ganz, Geiger-Huber, Hagenbach, Handschin, Janner, Kuhn, Miescher, Pfuhl, Portmann, Ruggli, Rupe, Schmid, Schüepp, Senn, Vischer, Vosseler, Wehrli.

Meine Dissertation verfasste ich unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber.

Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen besten Dank aus für die Förderung, die sie meinen Studien angedeihen liessen.